Über

den anatomischen Bau des Stengels

der

Gattung Plantago.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doctorwürde

einer

hohen philosophischen Facultät

der

Universität Rostock

vorgelegt von

Ernst Kuhlmann

aus Bremerhafen.

Kiel, 1887.

Druck von A. F. Jensen.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553607_0139

Über

den anatomischen Bau des Stengels

der

Gattung Plantago.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doctorwürde

einer

hohen philosophischen Facultät

der

Universität Rostock

vorgelegt von

Ernst Kuhlmann

aus Bremerhafen.

Kiel, 1887.

Druck von A. F. Jensen.

Referent: Herr Professor Dr. **Falkenberg.**

Seinem teuren Vater

in Liebe und Dankbarkeit

gewidmet

vom Verfasser.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit wurde auf Anregung des Herrn Professor Dr. Reinke von mir unternommen, um den anatomischen Bau einer so sehr verbreiteten Pflanzenfamilie, wie es die der Plantagineen ist, für die Pflanzen-Anatomie zu erschliessen. Bisher ist nur weniges über den anatomischen Bau des Stengels der Gattung Plantago bekannt gegeben. Die älteste, diesbezügliche Litteraturangabe ist von Hartig, der in der botanischen Zeitung, Jahrg. 1859, p. 94, anführt, dass unter anderen auch die meisten Plantagineen einen völlig geschlossenen, markstrahlfreien Holzkörper besitzen. Sanio dagegen erklärt in der botanischen Zeitung, Jahrg. 1863, p. 382, dass diese Angabe Hartig's unrichtig sei, weil derselbe das Scheidegewebe von den Markstrahlen nicht trenne. Ohne dann allerdings bestimmte Arten der Gattung Plantago namhaft zu machen, führt Sanio l. c. weiter an, dass bei Plantago die Bündel frei und durch Parenchymgewebe getrennt seien. Welche bezüglichen Resultate ich bei meinen Beobachtungen erhielt, habe ich unten bei Beschreibung der einzelnen Arten meist ausführlicher angegeben, und muss ich daher auf die Arbeit selbst verweisen. Die bei mehreren Pantagineen vorhandenen, parenchymatischen Zwischengewebe als Markstrahlen aufzufassen, hängt nach meiner Meinung von dem subjektiven Gefühl des einzelnen ab. In einer kurzen, anmerkenden Notiz berichtet uns Sanio ferner über das Auftreten von Cambiformbündeln über und zwischen den Gefässbündeln von Plantago major, media und lanceolata. Ich habe diese merkwürdige Erscheinung in meiner Arbeit weiter verfolgt und klar gelegt. Endlich hat schon Schwendener in seinem Werke »Das mechanische Princip etc.,« Leipzig 1874, p. 143 für Plantago das Vorkommen eines den Bündelcylinder stützenden Sklerenchymringes angeführt. Weitere auf meine Arbeit Bezug habende Litteraturangaben existiren meines Wissens nicht.

Das Material zu den Untersuchungen wurde mir aus dem botanischen Garten der Universität Kiel zur Verfügung gestellt, die Arbeit wurde im botanischen Institut ebendaselbst ausgeführt. Es gereicht mir zur besonderen Freude, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Reinke, für die freundliche Unterstützung, welche derselbe mir bei Anfertigung dieser Arbeit hat angedeihen lassen, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

I. Gruppe:

Borkelose, krautartige, perennirende Species.

Untergruppe A: mit mark- und rindenständigen Bündelchen:

Plantago major.

Plantago major ist besonders beachtenswert wegen interessanter Wachstumserscheinungen, die sekundär im Mark- und Rindengewebe des Stammes auftreten. Auf diese weisst schon Sanio in seiner Abhandlung »Über endogene Gefässbündelbildung« [1]) durch eine kurze Notiz hin, indem er l. c. anführt, dass er bei Plantago major, media und lanceolata über und zwischen den Gefässbündeln das Vorkommen von Cambiformbündeln beobachtet habe. Durch eingehendere, mikroskopische Betrachtungen habe ich die Entstehung und Ausbildung dieser von Sanio als »Cambiformbündel« bezeichneten Zellgruppen verfolgt und bin zu den nachstehenden Resultaten gelangt:

Nahe unter dem Vegetationspunkte zeigen sich auf einem Querschnitte des Wurzelstockes zahlreiche, zerstreut liegende Spurstränge, von denen je sieben den sieben stärkeren Nerven eines jeden Blattes entsprechen. Nachdem diese sich im Stamme zum unregelmässigen, von mehr weniger breiten Parenchymstreifen unterbrochenen Ringe geordnet haben, so dass das Grundgewebe in primäre Rinde und Mark gesondert ist, sehen wir das letztere sich völlig gleichmässig aus zartwandigem Parenchymgewebe aufbauen. Die Zellen dieses Gewebes sind einander ähnlich gestaltet, vor-

[1]) Bot. Ztg. 1864, p. 222, Anm.

zugsweise sind isodiametrische Formen zu beobachten, die oft durch gegenseitigen Druck polyedrisch werden und durch Rundung der Kanten kleine Intercellularinterstitien zwischen sich entstehen lassen. Doch schon in diesem Entwicklungsstadium des Markes ist es auffallend, dass einzelne Zellen, die dann oft zu Gruppen bei einander liegen, besonders reichlich von einem dichtkörnigen Protoplasma und zahlreichen Stärkekörnern erfüllt sind. Die letzteren sind klein, rund, mit zentrischem, stark lichtbrechendem Kern, einfach oder durch gegenseitigen Druck zu einem aus mehreren einzelnen Körnern bestehenden Klumpen zusammengeklebt. Beobachtet man denselben Wurzelstock schrittweise weiter auf tiefer angelegten Querschnitten mit Hilfe einer genügend starken Vergrösserung im Mikroskop, so sieht man zunächst eine bedeutende Längsstreckung derjenigen Markzellen, die an Protoplasma und Reservestoff reich sind, sich bemerkbar machen. Diese Längsstreckung erfolgt zwar in den Zellen derselben Gruppe nach der gleichen Richtung, es sind aber keineswegs immer die Richtungen der Gruppen untereinander gleich, vielmehr sieht man bald eine Gruppe nach dieser, bald eine nach jener Richtung in Streckung begriffen, so dass Quer- und Längsschnitte dasselbe Bild gewähren können. Noch verwickelter wird der Anblick dadurch, dass oft die Gruppen ihre Richtung wiederholt ändern und einen geschlängelten Verlauf annehmen oder aber gar sich verzweigen. Bei dieser Veränderung der Zellen werden die aufgespeicherten Stärkekörner allmählich völlig resorbirt. Um so mehr sind die Zellen dann von einem dichtkörnigen Protoplasma erfüllt. Hat die Streckung eine gewisse Grenze erreicht, so tritt eine lebhafte Teilung der Elemente der Länge nach ein. Ich möchte dies als das »cambiale Stadium« der sekundär veränderlichen Markzellen bezeichnen. Da sich auch weiterhin die aus der Teilung hervorgegangenen Zellen in der ursprünglich inne gehaltenen Richtung strecken, so resultiren Gruppen von langen, engen, plasmareichen Zellen, deren Wände zart oder höchstens etwas weich gequollen sind. In diesem Zustande repräsentiren sich die verwandelten Gruppen als die von Sanio erwähnten Cambiformbündel. Ich konnte jedoch häufiger beobachten, dass diese im Marke besonders alter, dicker Wurzelstöcke von Plantago major nicht auf dem cambialen Stadium verharren, dass vielmehr weiterhin die Umbildung der langen, plasmareichen Zellen in specifische Xylemelemente einerseits und in Siebröhren andererseits stattfindet. Wir haben es hier demnach mit der interessanten Erscheinung der

sekundären Entstehung markständiger Gefässbündel aus zartwandigen Elementen des Markes zu thun. Als Xylemelemente treten auf Tracheiden und Gefässe, erstere vorwiegend, letztere meist in geringerer Anzahl. Die Tracheiden sind in den verschiedenen Bündelchen von sehr verschiedener Länge und Ausbildung. Sie stehen mit horizontalen oder schief gestellten Endflächen aufeinander oder keilen sich mit ihren spitzen Enden zwischen einander ein. Ihre Wände sind mit zahlreichen kleinen, spaltenförmigen Hoftüpfeln versehen, ihr Lumen ist klein, auf dem Querschnitt rund, oval oder polyedrisch. Die Gefässe finden sich als Ring-, Spiral- und Tüpfelgefässe vor. Auch ihre Glieder besitzen verschiedene Länge und verhältnismässig geringe Weite, doch ist ihr auf dem Querschnitt meist ovales Lumen vielfach grösser, als das der Tracheiden. Am häufigsten sind sie in der Form der Tüpfelgefässe zu beobachten. Ihre stark verdickten Wände sind alsdann von kleinen, runden Hoftüpfeln durchsetzt. Siebröhren konnten nicht in allen Fällen gefunden werden, wie denn überhaupt die Ausbildung der markständigen Bündelchen oftmals nicht vollkommen ist, so dass man ihnen dann wohl kaum den Namen »Gefässbündel« beilegen dürfte. Doch sind solche meist noch im Entwicklungsstadium begriffen, so dass die Phloembildung nur bis zur Ausbildung langer, enger, plasmareicher Cambiformzellen, die Metamorphose der Cambiumzellen in Elemente des Holzkörpers, aber nur bis zur Bildung von Tracheiden vor sich ging. Zudem ist noch besonders darauf aufmerksam zu machen, dass die Umwandlung der veränderlichen Markzellen-Gruppen in markständige Gefässbündel durchaus nicht gleichzeitig stattfindet. Es können selbst in den ältesten, noch nicht abgestorbenen Teilen des Wurzelstockes Gruppen beobachtet werden, die eben erst mit der Streckung oder Teilung beginnen, während andere schon eine weitere Ausbildung erfahren haben. Treten aber die Siebröhren in den Bündelchen auf, so sind ihre Glieder langgestreckt und weit, durchweg den Gefässgliedern gleich. Ihre Enden sind von einer ebenen oder nach unten schwach konkaven Wand begrenzt, die entweder horizontal oder höchstens ein wenig schräge gestellt und meist um ein geringes breiter als die Mitte des Gliedes ist. Da, wo die Glieder an gleichnamige grenzen, sind die weichen, farblosen Quer-, seltener auch die Längswände von Siebporen durchlöchert. Der Inhalt der Siebröhren ist dichtkörniges Protoplasma.

Der Verlauf der markständigen Gefässbündel ist unregelmässig,

oft geschlängelt und verzweigt, entsprechend den oben angegebenen, nach verschiedenen Richtungen erfolgenden Streckungen der veränderlichen Zellgruppen. Ein Zusammenhang der Bündelchen mit den Spursträngen der Blätter oder den endogen entspringenden Wurzeln konnte nicht konstatirt werden, weshalb wir sie als »stammeigene Gefässbündel« bezeichnen müssen.

Weiterhin verdient noch eine andere auffallende Erscheinung im Marke hier erwähnt zu werden. Haben nämlich diejenigen Markzellen, welche die in der Ausbildung begriffenen, sich dehnenden, stammeigenen Bündelchen umgeben, ihre Zellenqualität grösstenteils verloren und ihre Wände verdickt, so üben dieselben einen Druck aus, infolgedessen die regelmässige Anordnung der Elemente in den Bündelchen gestört wird. Andernfalls aber, und zwar ist dies häufiger zu beobachten, folgen die angrenzenden Markzellen der Ausdehnung des Bündels, indem sie sich ebenfalls in die Länge zu strecken beginnen. Die Richtung der Streckung ist die Richtung des Kreises, der um den Mittelpunkt des Bündels in der Peripherie desselben gelegt werden kann. Interessant nun ist es, dass oft diese sich streckenden Markzellen, wenn in ihnen reichlich Protoplasma vorhanden ist, wiederum in derselben Richtung, in der die Streckung erfolgt, sich teilen. In mehreren Fällen konnte sogar eine darauf folgende Xylembildung wahrgenommen werden, woraus dann die merkwürdige Abnormität resultirt, dass das ursprünglich vorhandene, markständige und stammeigene Gefässbündel von einem zweiten, allerdings sehr rudimentären Bündelchen umschlossen wird.

Das Mark grenzt sich gegen den Holzkörper durch eine Markscheide ab, die aus mehreren Reihen gleichmässig gebauter Zellen besteht. Dieselben sind durchweg doppelt so lang als breit und haben unverholzte, aber verdickte und einfach getüpfelte Wände. Sie stehen mit schwach nach aussen gerundeten Endflächen aufeinander, trotzdem aber meist lückenlos, da jede Zellschicht mit der nächst höheren alternirt. Doch lassen sie mitunter auch kleine Intercellularräume zwischen sich erkennen. Vereinzelt finden sich in der Markscheide auch kurzgliedrige Gefässe vor und zwar in der Form von Treppen-, quermaschigen Netz- oder Tüpfelgefässen, letztere mit grossen spaltenförmigen Hoftüpfeln. Dieselben sind offenbar hervorgegangen durch weitere Verdickung und Verholzung aus den Markscheidenzellen. Dafür zeugt einerseits die Länge der Gefässglieder, die genau mit der der Markscheidenzellen überein-

stimmt, andererseits der oftmals hin- und hergebogene Längsverlauf der ganzen Gefässe, welcher der oben erwähnten Lagerung der Markscheidenzellen entspricht. Ferner sind nicht selten als Uebergangsformen zu den Gefässgliedern allein liegende Tracheiden vorhanden, die aber, sobald zwei oder mehrere übereinander zusammentreffen, durch Resorption der Querwände ein Gefäss bilden.

Im Holzkörper, der im Verhältnis zum ganzen Umfang des Wurzelstockes nur wenig entwickelt ist, treten zudem noch die specifischen Holzelemente gegen das Parenchym sehr zurück, wie sich von vorhinein wegen der mehr fleischigen Beschaffenheit des Wurzelstockes erwarten lässt. Ich verweise auf Plantago maritima, bei der die anatomische Betrachtung des Xylems ein ähnliches Resultat ergab. Zartwandige, unverholzte Parenchymzellen, die namentlich nach der Grenze des Cambiums hin reichlich mit dichtkörnigem Protoplasma erfüllt sind, machen auch hier die Grundmasse des Holzkörpers aus. Der Längendurchmesser dieser Zellen nimmt von der Markscheidengrenze bis zum Cambium stetig zu, während ihr Querdurchmesser zugleich kleiner wird. An der Markscheide sind sie ungefähr doppelt, am Cambium vier- bis fünfmal so lang als breit. Sie sind sehr regelmässig in radiale Reihen geordnet, wofern nicht diese Lagerung durch Gefässe gestört wird. Die letzteren treten hier fast ausschliesslich als Tüpfelgefässe auf, deren Wände von runden, behöften Tüpfelkanälen durchsetzt sind. Nur die äussersten, an das Cambium grenzenden sind Treppen- oder quermaschige Netzgefässe. Die Länge der Gefässglieder ist in jedem Falle gleich der Länge der Parenchymzellen, die sie umgeben, die Weite ist verhältnismässig gering. Die in der Mitte des Holzkörpers gelegenen Gefässe lassen das grösste Lumen erkennen, zumal ihre Glieder durch Verjüngung nach beiden Enden tonnenförmig erweitert sind. Auf dem Querschnitt zeigt sich das Lumen rund oder oval. Die Anzahl der Gefässe, die häufig von grossen Luftblasen fast völlig erfüllt sind, ist nur klein, sie liegen einzeln oder zu wenigen gruppirt regellos über den Querschnitt verteilt. Tracheiden kommen auch hier nur als Übergangsformen zu den Gefässgliedern vor, Libriformfasern fehlen gänzlich.

Über das Cambium und das stark entwickelte Phloem ist wenig zu bemerken. Sie bauen sich auf aus ungemein gleichmässig gestalteten, langgestreckten, engen Parenchymzellen, die von Protoplasma erfüllt sind und bisweilen auch Stärkekörner führen. Sie

stehen mit horizontalen Endflächen aufeinander. Die Glieder der in geringer Anzahl vorhandenen Siebröhren sind den angrenzenden Cambiformzellen ähnlich gebaut und differenziren sich daher äusserst wenig gegen ihre Umgebung, zumal da die Anordnung sowohl der Phloem- als auch der Cambium-Elemente durchaus als radial zu bezeichnen ist. Bastfasern, überhaupt verholzte Elemente finden sich im Phloem nicht vor. Nach der Peripherie zu werden die Bastparenchymzellen kürzer und breiter und gehen allmählich in die erst ellipsoidischen, dann kuglich gerundeten Zellen der primären Aussenrinde über. Hier vollziehen sich nun dieselben sekundären Wachstumsprozesse wie im Parenchymgewebe des Markes: Gruppen von plasmareichen Zellen, die vorher in Ruhe übergegangen waren, beginnen von neuem sich nach verschiedenen Richtungen zu strecken, unter gleichzeitiger Auflösung der aufgespeicherten Stärkekörner. Darauf teilen sich die gestreckten Zellen wiederum in der Richtung ihres grössten Durchmessers, und es resultiren Bündelchen langer, enger, plasmareicher Zellen. Niemals habe ich aber die Ausbildung der Bündelchen in der Rinde so vollkommen finden können, wie ich dies im Marke häufiger zu beobachten Gelegenheit hatte. Zumeist überschreiten sie hier das Stadium, das Sanio mit dem Namen »Cambiformbündel« bezeichnet hat, nicht. De Bary's Vermutung, [1]) dass die von Sanio für Plantago-Arten angegebenen Bündelchen der Rinde Siebröhrenbündel seien, fand ich nicht bestätigt.

Während der ersten Vegetationsperiode wird der junge Trieb geschützt gegen Einwirkungen von aussen durch die ihn umhüllenden Blattscheiden. Infolgedessen ist die Epidermis nur wenig ausgebildet. Sie besteht aus lückenlos untereinander verbundenen, isodiametrischen Zellen, deren Aussenwand verdickt und in schwachem Grade cuticularisirt ist. Nachdem aber die Blätter ihre Lebensdauer beendet haben, faulen die Blattscheiden ab, und der Wurzelstock ist nunmehr genötigt, für eine neue, bekleidende Hülle zu sorgen. Während der Plasmaleib der Oberhautzellen ebenfalls abstirbt, beginnt die zunächst unter der Epidermis gelegene Zellschicht sich durch tangentiale Wände zu teilen unter Resorption der abgelagerten Stärkekörner. Die innere Tochterzelle bleibt meristematisch, die äussere bildet eine Gewebezellenschicht. Dabei werden die Epidermiszellen zusammengedrückt, so dass ihr Lumen

[1]) Vergleichende Anatomie d. Veget. Org., p. 242.

schwindet. Durch weitere Zweiteilungen der initialen Phellogenschicht wird ein Oberflächen-Periderma erzeugt, das aber nur geringe Mächtigkeit erreicht. Die Phellogenzellen sind zartwandig, ihr Quer- und Längsschnitt ist mehr weniger scharf viereckig, ihr radialer Durchmesser meist erheblich kleiner als die übrigen. Da ein Phelloderma nicht entwickelt wird, so grenzen sie sich nach innen deutlich ab gegen die Rindenparenchymzellen, die jetzt sich kuglig oder ellipsoidisch abrunden und ihren Wänden eine stark lichtbrechende Verdickungsmasse auflagern. Die Peridermzellen sind ihrer Entstehung zufolge in radiale Reihen geordnet. Die der Phellogenschicht zunächst anliegenden sind den Zellen dieser noch ähnlich ausgebildet. In centrifugaler Folge aber vergrössert sich ihr radialer Durchmesser, ihre Wände verdicken sich gleichmässig und verkorken. Der Verband der Zellen untereinander bleibt lückenlos. Die Wände der äussersten Peridermschichten zeigen Wölbungen und Undulation. Schliesslich wird die abgestorbene Epidermis völlig abgestossen.

Plantago media.

Der äussere Habitus dieser Plantaginee lässt nahe, verwandtschaftliche Beziehungen zu Plantago major erkennen und lässt daher auch einen ähnlichen anatomischen Bau vermuten, was sich durch die mikroskopische Betrachtung bestätigt. Wir finden hier nicht nur oft übereinstimmende Regelmässigkeiten in den Formen und Anordnungen der Elemente in den Gewebekomplexen, sondern auch ähnliche abnorme Zustände.

Nachdem die aus den siebennervigen Blättern in den Stamm übergetretenen Spurstränge nahe unter dem Vegetationspunkte sich zum Ringe geordnet haben, der von Streifen parenchymatischen Zwischengewebes, die sich vom Mark zur primären Rinde hinziehen, unterbrochen ist, zeigt sich das junge Mark gleichmässig aufgebaut aus zartwandigen kugligen, ovalen oder polyedrischen Zellen, deren Inhalt aus dichtkörnigem Protoplasma und runden, einfachen Stärkekörnern besteht. Kleine Interzellularräume liegen an den gerundeten Kanten zwischen den Zellen. Weiterhin jedoch beginnen einzelne oder Gruppen von Markzellen sich nach irgend einer Richtung zunächst zu strecken, dann aber auch sich in der Richtung des erlangten grösseren Durchmessers zu teilen. Wir haben hier demnach in der sekundären Entstehung eines cambialen Stadiums einzelner Markzellen dieselbe interessante Erscheinung,

die wir auch im Marke von Plantago major beobachten konnten. Durch die Thätigkeit dieser Cambium-Bündelchen werden nun auch hier, besonders in alten, dicken Wurzelstöcken vollkommene, markständige und stammeigene Gefässbündel ausgebildet, die einen geschlängelten und vielfach verzweigten Verlauf nehmen. Nicht selten aber büssen hier die veränderlichen Markzellengruppen frühzeitig ihre Fähigkeit, sich zu teilen und spezifische Bündelelemente zu erzeugen, ein, indem unter Schwinden des Portoplasmas sich ihre Wände stark verdicken, ohne dass Verholzung eintritt. Diese Gruppen verharren dann dauernd in diesem Zustande. Im älteren Marke verlieren alle Zellen grösstenteils ihren Inhalt, Protoplasma und Stärke, wobei ebenfalls eine Verdickung der Zellwände gleichmässig oder in der Form von Verdickungsleisten, vor sich geht.

Gegen die Grenze der Xylemteile hin gehen die Markzellen durch Streckung in der Richtung der Wachstumsaxe des Wurzelstockes in die Elemente der Markscheide über. Diese sind langgestreckt und weit, der Längendurchmesser ist drei- bis viermal so gross als der Querdurchmesser. Ihre Wände sind stark verdickt, so dass nur einzelne unverdickte Stellen als grosse, runde oder spaltenförmige, einfache Tüpfel bleiben. Protoplasma und Stärkekörner sind um so mehr resorbirt, je weiter die Verdickung der Wände vorgeschritten ist. Den Markscheidenzellen in Form und Länge gleich sind die vereinzelt hier auftretenden Tracheiden und die Glieder der Gefässe, deren Wandungen mit quermaschiger Netz- oder Tüpfelverdickung versehen sind.

Der Holzkörper ist hier nicht nur bedeutend stärker entwickelt, als bei Plantago major, sondern ist auch reicher an verholzten Elementen. Er setzt sich zusammen aus Parenchymzellen, Tracheiden und Gefässen. Die ersteren sind langgestreckt und eng, reichlich mit runden Stärkekörnern und dichtkörnigem Protoplasma erfüllt. Sie stehen mit horizontalen oder etwas schiefen Endflächen aufeinander. Oftmals sind sie an den Kanten gerundet, so dass Intercellularräume zwischen ihnen entstehen. Die Tracheiden finden sich auch hier als Tüpfeltracheiden mit runden oder spaltenförmigen, behöften Tüpfeln, zum Teil jedoch auch als quermaschige Netz-Tracheiden. Sie sind gestreckt und eng, ihre Wände sind stark verdickt und verholzt, ihr geringes Lumen erscheint auf dem Querschnitt rund, oval oder polyedrisch. Sie keilen sich mit spitzen Enden zwischen einander oder stehen mit horizontalen oder schrägen Endflächen aufeinander. Länge und Breite der Gefässglieder, die

im übrigen dieselben Wandverdickungen aufweisen wie die Tracheiden, sind sehr verschieden, durchweg wachsen die Ausdehnungen in centrifugaler, also der Entstehungsfolge der Gefässe entsprechender Richtung. Das Lumen ist weit, auf dem Querschnitt rund oder oval, die Wände sind stark verdickt. Mitunter tritt hier die abnorme Erscheinung auf, dass sich in Gefässen und Tracheiden noch einzelne Stärkekörner vorfinden. Der Längsverlauf aller Elemente des Xylems weicht durchaus nicht von der senkrechten Richtung ab. Die radiale Lagerung wird nicht immer inne gehalten, da die weiten Gefässe störend einwirken. Im übrigen lässt die Anordnung der verschiedenartigen Elemente im Holzkörper keine Regelmässigkeit erkennen. Die Gefässe treten in grosser Anzahl auf.

Die Grundmasse des stark entwickelten Phloems besteht aus Cambiformzellen, die sich nur dadurch von den Cambiumzellen unterscheiden, dass ihr radialer Durchmesser etwas grösser, ihr Zellkern rund und Protoplasma weniger reichlich in ihnen vorhanden ist. In dieser durchweg radial geordneten Grundmasse liegen zu wenigen gruppirt die Siebröhren, deren Glieder wie bei Plantago major den angrenzenden Cambiformzellen ähnlich gestaltet sind, so dass auch hier Cambium und Weichbast ein sehr gleichmässiges Bild dem Beobachter darbieten. Die Zellen des Weichbastes führen Stärkekörner in geringer Menge. Centrifugal fortschreitend werden die Cambiformzellen kürzer und weiter. Auf der Grenze zwischen Weichbast und primärer Rinde verdicken sich die Wände der Zellen stark, ohne jedoch zu verholzen. Zugleich werden Protoplasma und Stärkekörner zum Teil resorbirt. Diese verdickten Zellen dienen an Stelle von Bastfasern als mechanischer Schutzapparat für den Bündelkomplex.

Die Zellen des Rindenparenchyms sind kuglig, oval oder in der zur Längsaxe des Stammes parallelen Richtung noch mehr gestreckt. Durch Rundung der Kanten entstehen mehr weniger grosse Intercellularinterstitien. Stärkekörner finden sich reichlich abgelagert. Wie im primären Rindenparenchymgewebe bei Plantago major kommt es auch hier wiederum durch Streckung und Teilung sekundär veränderlicher Zellengruppen zur Ausbildung von Cambiumbündelchen, an denen ich in einigen Fällen eine Metamorphose einzelner Zellen in Xylemelemente beobachten konnte. Im älteren Stadium verdicken alle Rindenparenchymzellen ihre Wände, doch bleibt ihnen die Zellenqualität dauernd erhalten.

Die Oberhaut des primären Stadiums wird von lückenlos ver-

bundenen Zellen gebildet, an denen nur die Aussenwand merklich verdickt ist. Wie bei Plantago major, so stirbt auch hier die Epidermis sehr bald ab und wird durch ein Oberflächenperiderm ersetzt. Die Phellogenschicht entwickelt sich wiederum durch Teilung aus der unter der Epidermis gelegenen Zellschicht des Rindenparenchyms. Bei diesen fortgesetzten, tangentialen Teilungen wird jedes Mal die äussere Zelle Korkzelle, die innere bleibt meristematisch. Die Oberhautzellen werden allmälich abgestossen, ebenso nutzen sich die äussersten Peridermschichten ab, werden aber wieder aus dem Phellogen ersetzt, das sich dauernd seine Teilungsfähigkeit bewahrt.

Plantago lanceolata.

Die anatomischen Verhältnisse von Plantago lanceolata zeigen mannigfache Beziehungen zu Plantago major und media, ohne dass der Bau dieser Pflanze sich mit dem der nahe verwandten völlig deckt. Jedes Blatt entsendet nur fünf Spurstränge in den Stamm. Der Ring der Gefässbündel ist zwar am Vegetationspunkte von Parenchymstreifen unterbrochen, schliesst sich aber im Stamme zusammen und zeigt erst später wieder an den Austrittsstellen der endogen entspringenden Wurzeln Lücken.

Im Marke von Plantago lanceolata konnte das Auftreten von Bündelchen nicht von mir beobachtet werden. Es bieten sich hier aber andere bemerkenswerte Erscheinungen dar. Die Gestalt der Markzellen ist wiederum mannigfaltig. Es finden sich isodiametrische oder nach irgend einer Richtung vorwiegend gestreckte Formen vor, die alle infolge Rundung der Kanten Intercellularräume zwischen sich entstehen lassen. Die Zellen des jungen Markes sind zartwandig und enthalten kuglige Stärkekörner. Sehr bald aber tritt eine starke Verdickung der Wände aller Markzellen ein, indem zugleich die Stärkekörner sich auflösen und das Protoplasma fast völlig schwindet. In selteneren Fällen sind die Zellwände gleichmässig verdickt. Zumeist ist die Wandverdickung eine partielle, indem entweder Verdickungsleisten tief in das Lumen der Zellen einspringen, oder mehr weniger grosse Stellen der Zellwand gleichsam als grosse, einfache Tüpfel unverdickt bleiben. Im älteren Entwicklungsstadium endlich schreitet die Verdickung in circumscripten Gruppen der Markzellen noch weiter vor, indem zugleich die sklerotische Veränderung der Zellwandsubstanz vor sich geht. Es kommt zur Ausbildung überaus häufig auftretender

Nester von Steinzellen, die oft fast das ganze Mark erfüllen. Die Steinzellen stehen untereinander in lückenlosem Verbande. Sie finden sich in allen denjenigen Formen vor, die oben für die Markzellen angegeben wurden. Ihre Membranen sind vielschichtig, oft bis zum fast völligen Schwinden des Lumens verdickt und zu knochenharter Consistenz verholzt. Zahlreiche einfache oder verästelte Tüpfelkanäle, die auf dem Querschnitt sich rund und schwach behöft erweisen, stellen die Communication sowohl der Zellen untereinander, als auch der aussen liegenden Steinzellen mit den angrenzenden Markzellen her. Die Zellenqualität ist den Steinzellen völlig verloren gegangen.

Der Holzkörper baut sich auf aus Elementen dreierlei Art: unverholzte Parenchymzellen, Gefässe und Tracheiden. Die ersteren bilden im jungen Holz die Grundmasse, kommen aber im älteren Holz nur wenig vor, da sie durch nachträgliche Lignificirung in specifische Xylemelemente übergehen. Sie haben die Form langgestreckter Prismen mit horizontalen oder schräg zugeschärften Endflächen. Ihre Wände sind mehr weniger verdickt, ihr Inhalt ist dichtkörniges Protoplasma und wenig Stärke. Die Gefässe sind fast ausschliesslich kurzgliedrige, mässig weite Tüpfelgefässe mit kleinen, runden Hoftüpfeln. Das Lumen zeigt sich auf dem Querschnitt rund. Die unmittelbar an der Cambiumgrenze gelegenen Gefässe weichen in der Form von den übrigen ab. Ihre Glieder sind länger gestreckt und enger, ihre Wände sind von grossen, runden Hoftüpfeln durchsetzt. Nur die jüngsten, äussersten treten als Ring- oder quermaschige Netzgefässe auf. Die weniger getüpfelten Tracheiden sind an Länge den Gefässgliedern gleich, ihr Lumen ist beträchtlich kleiner, auf dem Querschnitt rund. Sie stehen mit schiefen Endflächen aufeinander oder sind mit spitzen Enden zwischeneinander gekeilt. Im älteren Holz bilden die Tracheiden die Grundmasse. Die Anordnung aller Elemente des Xylems ist durchgängig eine radiale.

Phloem und Aussenrinde sind stark entwickelt, ersteres ist schon für sich fast ebenso mächtig, wie der Holzkörper. Die Hauptmasse des Weichbastes bilden die den Cambiumzellen ähnlich gestalteten, höchst gleichmässig gebauten Cambiformzellen, die nach der Peripherie zu allmählich kürzer werden und in annähernd isodiametrische Phloemparenchymzellen übergehen. Verholzte Bastfaserzellen finden sich nicht vor, doch liegen auch hier wiederum auf der Grenze zwischen Phloemparenchymzellen und Aussenrinde längsgestreckte Elemente mit verdickten Wänden zur Stütze des Bündelzylinders.

Die Zellen der primären Rinde sind durchweg von gleicher, kugliger Form, zartwandig und durch kleine Intercellularräume getrennt. Doch kann man auch hier wie im Marke frühzeitig schon die Umwandlung von einzelnen oder Gruppen von Zellen in Steinelemente beobachten. Um so merkwürdiger ist es, dass hier andererseits auch wiederum, man kann wohl sagen, das entgegengesetzte Extrem, die Sanio'schen Cambiformbündel auftreten. Sie finden sich allerdings nur selten vor und sind wenig entwickelt. Mitunter konnte ich beobachten, dass sich nur zwei übereinander liegende Zellen etwas nach derselben Richtung gestreckt und dann sich einmal in der Richtung des erreichten grösseren Durchmessers geteilt hatten. Übrigens berichtet schon Sanio von diesen Bündelchen in der Rinde von Plantago lanceolata, was ich oben bei Plantago major erwähnte.

Die Epidermis besteht aus lückenlos verbundenen, prismatischen Zellen, deren Wände, besonders die Aussenwand, verdickt sind. Sie wird hier nicht im späteren Stadium durch ein Periderma ersetzt. Es tritt hier ein anderer Vorgang ein: die Wände der unter der Epidermis gelegenen Rindenparenchymzellen verdicken sich, ihr Protoplasma stirbt ab und vertrocknet. Sodann geht eine Verkorkung der Zellwände vor sich, so dass also auch hier aus veränderten Rindenparenchym- und Epidermiszellen ein Korkmantel gebildet wird. Mitunter beobachtete ich jedoch selbst an alten Wurzelstöcken, dass Rindenparenchym- und Epidermiszellen zwar verdickt, aber lebensfähig und nicht verkorkt waren. Es scheint daher diese Veränderung durch äussere Einflüsse bedingt zu sein.

Untergruppe B.: Ohne mark- und rindenständige Bündelchen:

Plantago montana.

Für die zweite Untergruppe der borkelosen, krautartigen, perennirenden Spezies liegt kein besonderes, abnormes Merkmal vor, wie es bei der ersten der Fall war, sondern diese umfasst einige Plantago-Arten, die durch ihren anatomischen Bau ihre nahen, verwandtschaftlichen Beziehungen zueinander überaus klar dokumentiren.

Plantago montana hat einen nur kurzen Wurzelstock, in dem sich die aus den Blättern kommenden Blattspurstränge zum Ringe ordnen. In der Sprossspitze ist dieser Gefässbündelring von Streifen parenchymatischen Zwischengewebes, die sich vom Mark bis zur Rinde hinziehen, durchbrochen. Aber auch in späteren Entwick-

lungsstadien ist der Ring der Gefässstränge nicht völlig geschlossen, da über und unter den Eintrittsstellen der Spurstränge tiefer angelegter, älterer Blätter sich Parenchymlücken zwischen den einzelnen Bündelkomplexen befinden. Man könnte demnach hier wohl von einer Gliederung des Gefässbündelringes durch Markstrahlen sprechen. Jedes Blatt entsendet die fünf stärcksten Gefässbündel als Spurstränge in den Wurzelstock.

Die das Mark aufbauenden Grundgewebezellen sind teils von annähernd isodiametrischer Form, teils stellen sie in vertikaler Richtung gestreckte Prismen mit gerundeten Kanten dar, wodurch weite, luftführende Intercellularräume sich bilden. Die Wände der Zellen sind zart, ihr Lumen ist mit dichtkörnigem Protoplasma und Amylum reichlich erfüllt. Doch schon im frühesten Entwicklungsstadium des Markes macht es sich bemerkbar, dass Gruppen von Zellen unter Schwinden des Protoplasmas und der Stärkekörner ihre Wände stark verdicken und sklerotisch verändern. In älteren Teilen des Wurzelstockes findet man dann fast das ganze Mark angefüllt mit circumscripten Nestern von Steinzellen. Diese verholzten Elemente lassen an ihrem Umfange noch die Form der Markzellen, aus denen sie hervorgegangen sind, erkennen. Ihre vielschichtigen Wände sind von zahlreichen einfachen oder oft auch verästelten Tüpfelkanälen durchsetzt, an denen man mitunter die Ausbildung eines schwachen Hofes beobachten kann.

Der Holzkörper ist sehr gleichmässig aufgebaut aus Gefässen und Faserzellen, zwischen denen sich nur als Übergangsformen zu den Gefässgliedern einzelne Tracheiden vorfinden. Die Gefässe sind ausschliesslich in der Form quermaschiger Netz- oder Tüpfelgefässe vorhanden. Letztere herrschen bedeutend vor, ihre behöften Tüpfel sind gross und spaltenförmig. Die Länge der Gefässglieder nimmt centrifugal fortschreitend zu, am Cambium sind sie vier- bis fünfmal so lang als breit. Durch die an beiden Enden allmählich abnehmende Breite der Gefässglieder sind diese in der Mitte etwas tonnenförmig erweitert. Die Wände der Gefässe sind stark verdickt. Demgemäss ist ihr Lumen relativ eng, auf dem Querschnitt betrachtet erscheint es rund oder elliptisch. Auch hier konnte ich mitunter in dem zur Zeit der Winterruhe untersuchten Holze das Vorhandensein weniger Stärkekörner in den Gefässen beobachten. Die Faserzellen sind langgestreckt, hier und da durch enge Intercellularinterstitien getrennt. Zumeist stehen sie mit horizontalen, ebenen Endflächen aufeinander, oder aber sie schieben sich mit ihren verjüngten Enden

zwischeneinander. Ebenso wie die Glieder der Gefässe nehmen auch sie mit ihrer Annäherung an die Cambiumgrenze an Länge zu, indem sie zugleich stetig enger werden. Ihre Membranen sind mehr weniger verdickt und nicht verholzt. Die stärker verdickten Wände zeigen grosse, runde, einfache Tüpfel. Stärkekörner finden sich in nur geringer Anzahl in den Faserzellen aufgespeichert.

Die Anordnung aller Elemente des Holzkörpers ist eine streng radiale, wodurch besonders noch das gleichförmige Aussehen desselben bedingt wird. Die grosse Menge der Gefässe machen die Hauptmasse aus. In langen Reihen, die öfters von einer grösseren oder geringeren Anzahl Faserzellen unterbrochen sind, ziehen sie sich von der Markscheide bis zum Cambium hin. Da jedoch, wo der Holzkörper an parenchymatisches Zwischengewebe grenzt, treten oft die Faserzellen in geschlossener Reihe auf.

Die Zellen des Weichbastes sind an der Grenze den Cambiumzellen gleich gestaltet, nach der Peripherie zu geht aber eine Veränderung der Art vor sich, dass ihr Längendurchmesser stetig abnimmt, indem zugleich der Querdurchmesser wächst. Die zartwandigen Cambiformzellen, mit dichtkörnigem Protoplasma angefüllt, machen die Grundmasse des Weichbastes aus, ihr sind in Gruppen die Siebröhren mit callös gequollenen Wänden eingesprengt, wodurch die ursprünglich radiale Folge der Zellen gestört wird. Als Scheidegewebe zwischen Weichbast und Rindenparenchym findet sich auch hier wiederum eine mehrschichtige Lage kurzer, unverholzter Bastfasern, deren Wände verdickt und von grossen, runden Tüpfelkanälen durchsetzt sind. Je näher sie dem Rindenparenchym liegen, um so stärker sind ihre Wände verdickt, um so mehr ist aber auch ihr Zellinhalt geschwunden.

Die primäre Rinde gleicht in Betreff der Structur ihrer Elemente in jeder Hinsicht dem Grundgewebe des Markes. Es ist auch hier viel Stärke aufgespeichert. Die Steinzellgruppen aber bilden sich in der Rinde nicht aus, doch treten vereinzelt in der Grundmasse der durchweg radial angeordneten, zartwandigen Parenchymzellen Gruppen von Elementen auf, die den Steinzellen nahe kommen. Sie zeigen stark verdickte und einfach getüpfelte Wände, doch bleibt ihnen einerseits die Zellenqualität erhalten, andererseits tritt keine Lignifizirung der Wände ein.

Die gleichmässig gebauten, nahezu isodiametrischen Oberhautzellen haben verdickte Aussenwände. Sie sterben schon in der ersten Vegetationsperiode ab und werden dann ersetzt durch ein

Periderm, das aus der tangentialen Teilung der unter der Epidermis gelegenen Rindenzellschicht hervorgeht. Die initialen, zartwandigen Zellen grenzen sich nach innen scharf ab gegen die äussersten Reihen der Rindenzellen, deren Wände stark verdickt sind. Das Periderm erreicht nie eine bedeutende Mächtigkeit, es besteht aus nur wenigen Zellschichten. Seine Zellen sind gleichförmig, fast isodiametrisch. Sie stehen untereinander in lückenlosem Verbande und haben gleichmässig verdickte, mitunter etwas gewölbte Wände.

Plantago saxatilis.

Wegen der durchweg vorhandenen Ähnlichkeit im äusseren Habitus und in Structur und Anordnung der aufbauenden Elemente reiht sich Plantago saxatilis an Plantago montana an. Ihre lanzettlichen Blätter zeigen zahlreiche, ungefähr parallel laufende Nerven, von denen jedes Mal nur die fünf stärkeren sich dem von Zwischengewebsstreifen unterbrochenen Bündelzylinder des Stammes anschliessen. Der Wurzelstock ist sehr kurz, bei den mir vorliegenden Exemplaren erreicht derselbe vom Vegetationspunkt bis zum Wurzelübergang nur eine Länge von 7 bis 9 mm.

Das Mark lässt keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den bei Plantago montana angeführten Verhältnissen erkennen. Auch hier sind zahlreiche Nester von Steinzellen in dem zartwandigen Parenchymgewebe eingeschlossen. Die in bedeutender Menge vorhandenen Stärkekörner sind zumeist regelmässig um den ovalen Zellkern gruppirt.

Das Xylem ist schwach entwickelt, namentlich im Verhältnis zu dem mächtigen Bast- und Rindenteile. Es setzt sich zusammen aus Gefässen, Faserzellen und den Übergangsformen zwischen beiden, den Tracheiden. Die amylumführenden Faserzellen sind nicht verholzt und auch nur wenig verdickt, die Zellenqualität ist ihnen erhalten. Die Gefässe sind quermaschige Netz- oder Tüpfelgefässe mit behöften, spaltenförmigen Tüpfeln. Ihre Wände sind stark verdickt, ihr Lumen ist klein, auf dem Querschnitt rund. Auch hier ist mitunter die abnorme Erscheinung des Vorkommens von Stärkekörnern in den Gefässen zu beobachten. Was nun im übrigen die Gestalt der Faserzellen und Gefässe anbetrifft, so muss unterschieden werden, ob dieselben an die Markscheide oder an das Cambium grenzen. Die an der Markscheide gelegenen Faserzellen sind kurz und gekrümmt; die Krümmungsflächen je zweier, übereinander stehender liegen nach entgegengesetzten Richtungen.

Da nun die einzelnen Gefässglieder in Form und Lagerung den Faserzellen entsprechen, so nehmen die Gefässe einen schlangenartigen Verlauf. Je näher dagegen die Faserzellen dem Cambium liegen, um so länger sind sie, und um so weniger weicht ihr Längsverlauf von der Senkrechten ab, wonach auch die Form und der Verlauf der Gefässglieder sich wiederum richtet. Die Tracheiden entsprechen in Gestalt und Structur als Übergangsformen den Gefässgliedern. Die Anordnung der Elemente des Holzkörpers ist ursprünglich eine radiale, doch wird dieselbe durch den geschlängelten Verlauf der Gefässe oft gestört.

Die zartwandigen Rindenparenchymzellen, die ebenfalls reichlich Stärke führen, sind an der Phloemgrenze etwas stabförmig gestreckt, werden aber nach aussen hin kuglig-isodiametrisch. Im Gegensatz zu Plantago montana finden sich hier auch im Grundgewebe der primären Rinde einzelne Steinzellen mit stark verdickten und verholzten Wänden, die von einfachen oder verzweigten Tüpfelkanälen durchzogen sind. Die Ausbildung des Periderms als Ersatz für die Epidermis des einjährigen Triebes geht in derselben Weise vor sich, wie bei Plantago montana. Nur verdicken sich die unter dem Korkmantel gelegenen Schichten der Rindenparenchymzellen weniger.

Plantago victorialis.

Mit Plantago victorialis soll die zweite Untergruppe der borkelosen, krautigen, perennirenden Plantagineen abschliessen. Der Bau des Grundgewebes und des Gefässbündelsystems ihres kurzen Wurzelstockes deckt sich fast völlig mit dem von Plantago saxatilis, so dass es mir genügend erscheint, auf einige unbedeutende Unterschiede aufmerksam zu machen.

Die Markzellen sind hier nicht zartwandig, sondern zeigen dieselben gleichmässigen oder partiellen, unverholzten Wandverdickungen, wie wir sie im Marke von Plantago lanceolata und Coronopus beobachten können. Infolgedessen sind denn auch Stärkekörner nur in geringer Anzahl in den Zellen abgelagert. Andererseits kommen aber im Marke verholzte Steinelemente nur sehr selten vor, die dann meist vereinzelt oder nur zu wenigen gruppirt liegen.

Der mehr fleischigen Beschaffenheit des Wurzelstockes entsprechend herrschen im Holzkörper die dünnwandigen, unverholzten, an Protoplasma reichen Faserzellen bedeutend vor. Die Gefässe, und ebenso die Tracheiden, welche die Übergangsformen von den

Faserzellen zu den Gefässgliedern bilden, haben fast stets getüpfelte Wandverdickung; die spiralige oder quermaschig-netzförmige tritt nur ausnahmsweise an der Markscheidengrenze auf. Die Anordnung in radiale Reihen ist nur mitunter in der Lagerung der Gefässe durchgeführt.

Die zur Stütze des Bündelkomplexes dienenden, stark verdickten Elemente, die in breiter Zone an der Aussengrenze des Weichbastes liegen, haben teils prosenchymatisch ausgekeilte, teils horizontale Querwände. Weder diese, noch die ein wenig verdickten Zellen des Rindenparenchymgewebes enthalten Stärkekörner.

Es erübrigt nun noch, in eingehenderer Weise das Periderma zu betrachten, da dieses, abweichend von Plantago saxatilis, in seinen Zellen höchst interessante, eigentümliche Bildungen aufzuweisen hat.

Der junge Spross, der von den Blattscheiden zahlreicher Blätter umhüllt wird, ist bekleidet mit einer einschichtigen Epidermis, deren Zellen isodiametrisch oder longitudinal etwas gestreckt sind. Die Aussenwand dieser Zellen ist verdickt und cuticularisirt. Ohne dass die Epidermis sogleich abstirbt, gehen im späteren Entwicklungsstadium in den Zellen der subepidermalen Rindenschicht tangentiale Teilungen vor sich, die sich einige Male wiederholen. Diese Phellogenzellen sind rechteckig, vornehmlich in tangentialer Richtung gestreckt. In den äussersten Zellschichten tritt allmählich eine Verdickung und Verkorkung der Wände ein, so dass sie nunmehr mit der Epidermis, die nicht abgestossen wird, ein wenig mächtiges Oberflächenperiderm bilden. Bevor jedoch die Cuticularisirung vor sich geht, werden oftmals in den Zellen der vorletzten Korkschicht eigentümliche Verdickungsleisten ausgebildet: es zeigen die radialen Wände der Zellen planconvexe oder biconvexe Anschwellungen, die sich als die Querschnitte tonnenbandförmiger Wülste erweisen, die um die radialen und Querwände dieser Zellen herumlaufen. Correspondiren die Wülste benachbarter Zellen miteinander, was allerdings nur selten zutrifft, so lässt der Querschnitt die biconvexe, im anderen Falle die planconvexe Anschwellung erkennen. Die Structur dieser Wülste kann bei genügender Vergrösserung deutlich wahrgenommen werden. Die Wand der Zelle spaltet in drei doppelt conturirte Lamellen, eine zarte Mittellamelle und zwei Aussenlamellen. Zwischen der Mittel- und Aussenlamelle liegt die Verdickungsleiste, durch ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen deutlich abgehoben gegen die Membranen. Die Leiste erscheint glänzend weiss, ihre

Substanz wird durch Jod und Anilinfarbstoffe tingirt. Irgend welche Schichtung konnte an der Leiste nicht wahrgenommen werden.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, zumal wenn man den Ort des Vorkommens in Betracht zieht, dass diese Verdickungsleisten dazu dienen, den Zellen einen höheren Grad von Festigkeit zu verleihen.

Da sonst im anatomischen Aufbau der von mir analysirten Plantagineen sich die nahen verwandtschaftlichen Beziehungen zueinander so scharf ausgeprägt finden, worauf hinzuweisen ich ja schon zu öfteren Malen Gelegenheit hatte, so erscheint es mir auffällig, dass ich nicht auch bei anderen eine ähnliche, mechanische Vorrichtung konstatiren konnte. Diese ungewöhnlichen Verdickungsformen hat zuerst Schleiden[1]) im Laube von Pellia epiphylla nachgewiesen, sodann van Tieghem[2]) in fast allen von ihm untersuchten Taxineen und Cupressineen, endlich Reinke[3]) im Rindenparenchym der Wurzel von Thuja occidentalis. Weitere Angaben für die Verbreitung derartiger, histiologischer Eigentümlichkeiten sind mir nicht bekannt. Es ist wohl angebracht, an dieser Stelle in Kürze hinzuweisen auf den »Excurs über die Beschaffenheit der Verdickungsleisten im Laube von Pellia und den Wurzeln einiger Coniferen,« welchen Reinke den erwähnten, in so vielen Beziehungen interessanten »morphologischen Abhandlungen« beigefügt hat. Einige Ansichten, die ich auch für den mir vorliegenden Fall geltend machen möchte, seien hiermit wiedergegeben:

Über die Entwicklung der Verdickungsleisten schreibt Reinke: »Hiernach hat man sich die Entstehung der Wülste in folgender Weise vorzustellen. An bestimmten, gürtelförmigen Stellen quellen innere Teile der Zellhaut auf, wodurch die dichten äusseren Schichten derselben emporgehoben, gedehnt und zu lokalisirt gesteigertem Flächenwachstum veranlasst werden, während eine innere, mittlere Lamelle von der Quellung unberührt bleibt. Allein bei einer blossen Quellung bleibt der Prozess nicht stehen, dann würde die Zellwand dadurch keineswegs an Festigkeit gewinnen, sondern weil die Leisten, namentlich an alten Pflanzen ein starres, skelettartiges Netzwerk bilden, so müssen in diese gequollene Masse neue Sub-

[1]) Wiegmann's Archiv, Jahrg. 1839 und wieder abgedruckt in seinen »Beiträgen zur Botanik« p. 73, Taf. III., Fig. 28.

[2]) Annales des sciences naturelles XIII., 1871, pag. 187 ff.

[3]) »Morphologische Abhandlungen,« Leipzig 1873, pag. 35, Taf. III, Fig. 11, 12.

stanzmolecüle eingelagert werden.« Derselbe Autor sagt ferner über die merkwürdige Thatsache, dass eine histiologisch so eigentümliche Bildung, wie diese Verdickungsleisten, sich bei Gewächsen findet, die verwandtschaftlich durch eine weite Kluft getrennt sind, wie die Lebermoose und Coniferen, denen nun auch diese Plantago-Spezies anzureihen sein würde, folgendes: »Es deuten diese Fälle darauf hin, dass, wenn auch in den meisten Beziehungen die meisten Pflanzenklassen eine spezifisch-histiologische Organisation zeigen, dennoch gewisse Erscheinungen namentlich da als gemeinsam hervortreten, wo es sich um Anpassungen zu identischen Zwecken handelt. Man kann sich der Vorstellung hingeben, dass in einer wachsenden Zelle die Molecüle sich in einem morphologischen Gleichgewichtsverhältnisse befinden, und dass dieser Gleichgewichtszustand sich bei der Einwirkung spezieller Ursachen in ganz spezieller Weise ändert, dass also gleiche Einflüsse in ähnlichen Geweben verschiedenartiger Pflanzen gleiche oder doch ähnliche Variations- und Adaptionserscheinungen hervorzurufen vermögen«.

II. Gruppe:

Borkebildende, krautartige, perennirende Species:

Plantago maritima.

Plantago maritima leitet eine zweite Gruppe der von mir analysirten Plantagineen ein, für welche Borkebildung das bezeichnende Merkmal ist. Wenigstens erscheint mir das Auftreten der Borkebildung bei krautartigen Pflanzen eigentümlich genug, um als Charakteristikum für eine Gruppe dienen zu können. Meines Wissens ist bisher bei Kräutern niemals die Entwicklung von Borke beobachtet worden.

Plantago maritima ist eine auf salzhaltigem Boden wachsende, perennirende Pflanze. Die Blätter werden von zahlreichen Nerven durchzogen, es gehen jedoch nur je drei aus jedem Blatte in den fleischigen Wurzelstock über. Der fleischigen Beschaffenheit entspricht der anatomische Bau des Wurzelstockes, da er nach Art fleischiger Wurzeln vorzugsweise aus unverholzten Elementen sich zusammensetzt.

Der umfangreiche Markkörper baut sich völlig homogen auf aus grossen, kugligen oder durch gegenseitigen Druck polyedrisch gewordenen Parenchymzellen mit weiten, lufthaltigen Intercellularen. Die anfangs zartwandigen Zellen enthalten in grosser Menge runde, mit centrischem Kern versehene Stärkekörner, die mitunter sehr regelmässig um den runden Zellkern gruppirt sind. In einem späteren Entwicklungsstadium des Markes macht sich eine schwache, mehr weniger gleichmässige Verdickung der Zellwände bemerkbar, ohne das jedoch die Zellen ihre Qualität verlieren und die Stärkekörner völlig resorbirt werden. In alten Wurzelstöcken aber stirbt das Mark ab.

Die Gefässbündel bilden einen geschlossenen Cylinder, wenngleich anscheinend ihre Xylemteile durch unverholzte Zwischengewebe getrennt sind. Dies ist aber nicht der Fall, denn die anscheinend trennenden Zwischengewebe gehören den beiderseitigen Holzteilen an, da sich ihre Zellen in keiner Weise von den zwischen ihnen liegenden, unverholzten Zellen unterscheiden. Eine Unterbrechung des Gefässbündelringes tritt nur auf einmal am Vegetationspunkt, bevor sich alle Blattspurstränge im Kreise geordnet haben, dann aber an den Austrittsstellen der endogen entspringenden Wurzeln.

Was nun im übrigen die Zusammensetzung des Holzkörpers selbst betrifft, so sieht man hier ein entschiedenes Zurücktreten verholzter Elemente gegen das Parenchym. Dieses bildet die Grundmasse des seiner Gesammtmasse nach stark entwickelten Xylems, Gefässe sind in relativ geringer Anzahl ausgebildet, Tracheiden finden sich nur vereinzelt als Übergangsformen, Libriformfasern fehlen vollständig. Zudem nimmt noch bei fortschreitendem Dickenwachstum das Verhältnis zwischen Parenchym und Gefässen zu Gunsten des ersteren zu. Die Holzparenchymzellen sind von stabförmig gestreckter Form. Sie stehen mit horizontalen Flächen aufeinander oder sind an ihren Enden etwas faserförmig verjüngt, wodurch sich grosse Intercellularräume bilden. In centrifugaler Folge wird ihr Querdurchmesser kleiner, während zugleich der Längendurchmesser wächst. Ihre Wände sind ein wenig verdickt, aber nicht verholzt. Auch sie führen Stärkekörner in grosser Menge, mitunter in derselben Gruppirung, deren ich oben bei Beschreibung der Markzellen Erwähnung that. Die Gefässe werden fortschreitend nach der Peripherie zu länger und weiter. Die unmittelbar an der Cambiumgrenze gelegenen besitzen das weiteste

Lumen, das sich auf dem Querschnitt rund zeigt. Die Gefässe treten auf als Tüpfelgefässe mit grossen, spaltenförmigen Hoftüpfeln, oder sie haben quermaschig netzförmige und treppenartige Wandverdickung aufzuweisen. Die Anordnung der Elemente des Xylems ist derartig, dass die Parenchymzellen in radialer Folge eine von Gefässgruppen unterbrochene, concentrische Zone bilden. Nicht selten tritt aber auch eine bedeutende Störung der radialen Lagerung ein, da der Längsverlauf der Gefässe oftmals von der senkrechten Richtung ein wenig abweicht, indem übereinander stehende Glieder eines Gefässes abwechselnd nach der Peripherie oder nach dem Centrum zu in schwacher Curve sich krümmen. Auch die Parenchymzellen nehmen oft einen gebogenen Verlauf. So kommt es dann, dass ein senkrecht zur Wachstumsaxe angelegter Querschnitt die Elemente der Xylemteile nicht unter rechtem Winkel schneidet.

Phloem und Aussenrinde sind stark entwickelt. Die Grundmasse des ersteren bilden wiederum amylumerfüllte Cambiformzellen, in welche die Siebröhren eingebettet sind. Verholzte Bastfasern sind nicht vorhanden doch wird der Weichbast gegen das Rindenparenchym abgegrenzt durch eine Schicht mehr weniger langgestreckter Zellen, deren Wände stark verdickt, aber nicht verholzt sind.

Die primäre Rinde besteht aus zartwandigen, kugligen Zellen, in denen Stärkekörner aufgespeichert sind. Durch das Auseinanderweichen mehrerer benachbarter Zellen entstehen lufthaltige Lücken von oft sehr beträchtlichem Volumen, wie man sie bei Wasserpflanzen häufiger antrifft. Am jungen Wurzelstocke wird die Epidermis von Zellen gebildet, die sich nur dadurch von den Rindenparenchymzellen unterscheiden, dass einzelne zu Fusszellen mehrzelliger Haare werden, und dass sie in eckig isodiametrischer Form lückenlos zusammenschliessen. Eine weitere Ausbildung zur besseren Wahrnehmung ihres Zweckes als Schutzdecke für die zarteren Innengewebe erfahren die Epidermiszellen nicht, da hier die den jungen Wurzelstock fest umschliessenden Blattscheiden als schützende Bekleidung dienen. Schon während der ersten Vegetationsperiode entwickelt sich aber in der unter der Epidermis gelegenen Rindenschicht durch tangentiale Teilungen eine meristematische Phellogenschicht, die an Stelle des nunmehr fehlenden Schutzapparates aus Blattscheiden ein Periderma an der Oberfläche des Wurzelstockes erzeugt. Die Phellogenzellen sind sehr gleich-

mässig gebaut, viereckig, ihr radialer Durchmesser ist der kleinste, ihre Wände sind eben. Die Peridermzellen liegen in streng radialer Folge. Sie sind den Phellogenzellen fast gleichgestaltet, nur sind ihre Wände mehr weniger gewölbt oder schwach undulirt, gleichmässig verdickt und verkorkt. Je weiter sie nach aussen liegen, um so grösser wird ihr radialer Durchmesser, und um so mehr verzerrt ist ihre Gestalt. Sie schülfern alsdann jedoch bald ab.

Wie schon oben angedeutet wurde, bleibt der Wurzelstock dieser krautigen Plantaginee nicht bei der ersten, oberflächlichen Peridermbildung stehen. Es kommt hier an alten Stämmen zur Entwicklung von Schuppenborke. Successive werden durch innere Peridermlagen, die an das oberflächliche Erstlingsperiderm ansetzen, schuppenförmige Stücke aus der primären und später aus der Bastrinde herausgeschnitten. Die Zellen der abgeschnittenen Lagen verlieren ihre Zellenqualität, ihre Wände werden braun, ihr Inhalt schrumpft zu formlosen Massen zusammen.

Plantago alpina.

An Plantago maritima schliesst sich Plantago alpina schon wegen ihrer äusseren Gestalt eng an. In vielen wesentlichen Teilen macht sich eine grosse Ähnlichkeit zwischen diesen beiden Plantagineen auch im anatomischen Aufbau geltend, doch sind andererseits auch wiederum bemerkenswerte Unterschiede festzustellen. Diese werden in erster Linie verursacht durch die weniger fleischige Beschaffenheit des kurzen Wurzelstockes von Plantago alpina, indem im Holzkörper desselben das Verhältnis zwischen verholzten und unverholzten Elementen sich für erstere günstiger erweist, als es bei Plantago maritima der Fall ist.

Von den Gefässbündeln in den Blättern werden auch hier nur je drei aus jedem Blatte in den Wurzelstock entsendet; sie ordnen sich zum Ringe, der das stark entwickelte Mark von der primären Rinde trennt. Die Markzellen sind im jungen Triebe zartwandig, von kleinen, runden Stärkekörnern erfüllt. Ihre Form ist anfangs gleichmässig kuglig, später jedoch durch Abplattung an den Berührungsflächen polyedrisch. Grosse, luftführende Intercellularräume bilden sich im Marke. Unter Resorption der aufgespeicherten Stärkekörner verdicken die Zellen allmählich mehr und mehr ihre Wände durch Auflagerung von Verdickungsleisten. In älteren Teilen des Wurzelstockes stirbt das Mark ab, centrifugal von der Mitte nach der Peripherie zu fortschreitend.

In die Markscheide springen als Markkrone von den Xylemteilen aus Gefässe vor, die zu zwei bis fünf radial hintereinander gereiht sind. Sie sind hervorgegangen, wie man an Übergangsgebilden beobachten kann, aus Reihen von übereinander liegenden Markscheidenzellen, indem die Querwände resorbirt und spiralige Wandverdickungen ausgebildet wurden. Durch ihre kurzen Glieder erinnern die Gefässe ebenfalls an ihre Entstehung.

Die aufbauenden Elemente des Xylems sind einerseits tracheale, andererseits unverholzte Faserzellen. Die trachealen treten in der Gestalt von Gefässen und Tracheiden auf. Im Gegensatz zu den Gefässen der Markkrone sind hier dieselben weit. Die Länge ihrer Glieder beträgt das vier- bis fünffache ihres Querdurchmessers. Sie stellen entweder Tüpfelgefässe mit grossen, spaltenförmigen Hoftüpfeln dar oder zeigen netzmaschige Wandverdickung. Die Faserzellen sind von gestreckt prosenchymatischer Form, sie erreichen die Länge der Gefässglieder. Ihre Wände sind mässig verdickt, ihr Zellinhalt bleibt ihnen dauernd erhalten, in jüngeren Trieben liegen Stärkekörner in geringer Anzahl in ihnen aufgespeichert. Zwischen diesen beiden Extremen, den Gefässen einerseits und den Faserzellen andererseits bilden die mannigfaltig gestalteten Tracheiden die Übergangsformen. Sie sind zum Teil den Gliedern der Gefässe, abgesehen von den resorbirten Querwänden, gleich, zum Teil aber sind sie eng und faserähnlich, mit langzugespitzten Enden zwischeneinander geschoben. Auf den stark verdickten und verholzten Wänden sind spaltenförmige Hoftüpfel in grösserer oder geringerer Anzahl sichtbar, so dass man hiernach faserähnliche Tracheiden und tracheidähnliche Libriformfasern unterscheiden könnte.

Die Anordnung der Xylemelemente ist durchweg eine radiale, wofern nicht die Gefässe störend einwirken. In der mittleren Zone des Holzkörpers bilden die Tracheiden die Grundmasse, der in nur spärlicher Anzahl Gefässe eingebettet sind. In älterem Holz finden sich die Tracheiden auch an der Grenze gegen das Cambium vor, in jüngerem sind dagegen an der äusseren Zone nur unverholzte Faserzellen und Gefässe vorhanden.

Interessant ist wieder die Peridermbildung bei dieser krautigen Pflanze. Der Vegetationskegel und junge Spross sind dicht eingehüllt von Blattscheiden, weshalb die Epidermis nur wenig entwickelt ist. Sie besteht aus annähernd isodiametrischen Zellen, deren Aussenwand verdickt ist. Wie bei Plantago maritima wird schon im primären Stadium ein Oberflächenperiderm dadurch erzeugt,

dass sich die unter der Epidermis gelegene Rindenzellschicht zu teilen beginnt. Die gemäss ihrer Entstehung radial angeordneten jungen Peridermzellen sind viereckig, ihre Wände sind eben und gleichmässig verdickt. Das ältere, äussere Korkgewebe aber besteht aus verschieden gestalteten, regellos verteilten Zellen, deren Wände verzerrt sind. An alten Wurzelstöcken wiederholt sich durch die Thätigkeit einer zweiten, in der Tiefe der Rinde entstehenden Phellogenschicht die Peridermabildung, wodurch eine unregelmässig ringförmige Rindenschicht als Ringelborke abgeschnitten wird. Mit der Borkebildung zugleich beginnt das Vertrocknen und Absterben des ganzen Grundgewebes und setzt sich noch über die Grenzen des Xylems und Phloems in den Bündelkomplexen fort.

Plantago atrata.

Plantago atrata reiht sich vermöge ihrer anatomischen Eigenschaften an die beiden oben beschriebenen Arten, Plantago maritima und alpina, an. Der Aufbau des kurzen Wurzelstockes gestaltet sich im wesentlichen wie bei Plantago alpina, was schon die mikroskopische Betrachtung eines Querschnittes erwarten lässt. Wir bemerken auch hier dieselbe Struktur und Anordnung des Grundgewebes. Ferner zeigt sich die grosse Übereinstimmung im Bau beider Pflanzen auf das deutlichste in der Ausbildung des Periderms und der Ringelborke, die in keiner Weise Abweichungen von der oben bei Plantago alpina geschilderten erkennen lässt. Auch Cambium und Phloem sind hier in derselben Zusammensetzung und Lagerung entwickelt, doch erweist sich der Holzkörper allerdings nur in einigen unwesentlichen Teilen verschieden, weshalb seine Beschreibung hier folgen mag:

Die Elemente des Xylems besitzen zum Teil nur verholzte Wände, es sind specifische Holzelemente und parenchymatische Zellen durchschnittlich in gleichem Masse vorhanden. Die Grenze gegen das Mark bilden als Markscheide weite, stabförmig gestreckte Zellen, in mehreren Schichten zumeist in radialer Folge hintereinander liegend. Ihre Wände sind stark verdickt, von einfachen Tüpfelkanälen durchzogen, doch nicht verholzt. In diese parenchymatische Grundmasse sind sehr kurze Spiral- und Ringgefässe eingebettet, einzeln oder in kleinen Gruppen stehend. Die mittlere Gewebezone des Xylems wird eingenommen von specifischen Holzelementen, Tracheiden und Gefässen. Erstere bilden wiederum die

Grundmasse, letztere sind in relativ geringer Anzahl vorhanden. Die an die Markscheide grenzenden Tracheiden sind kurz und von gestreckt parenchymatischer Form. Centrifugal fortschreitend gehen sie in längere, faserförmige Elemente über, die an Gestalt Libriformfasern gleich, jedoch behöft getüpfelt sind. Ihre radiale Anordnung wird oft durch die regellos verteilten Gefässe gestört. Die Glieder dieser sind kurz, ihr weites Lumen zeigt sich auf dem Querschnitt rund oder elliptisch. Ihre Wände sind quermaschig netzförmig oder treppenartig verdickt. In den äusseren, an das Cambium grenzenden Gewebeschichten herrschen unverholzte Elemente bedeutend vor. Es sind dies lange, spindelförmige Zellen, denen die Zellenqualität dauernd erhalten bleibt. Sie besitzen wenig verdickte, einfach getüpfelte Wände. In dieser unverholzten Grundmasse liegen wieder spärlich und regellos verteilt Netz- und Tüpfelgefässe mit grossen, spaltenförmigen Hoftüpfeln. Die Glieder dieser Gefässe sind länger als die der oben erwähnten. Nur wenn die Gefässe zu mehreren beieinander liegen, werden sie von faserförmigen Tracheiden begleitet.

Plantago Coronopus.

Plantago Coronopus soll im Anschluss an die borkebildenden Plantagineen behandelt werden, wenngleich die Borkebildung hier nicht vollkommen ist, was unten noch näher erörtert werden soll. Auch mannigfache andere Beziehungen zu den Borkebildnern, sowohl im äusseren Habitus als auch im anatomischen Bau, lassen diese Reihenfolge gerechtfertigt erscheinen. Mit Plantago Coronopus schliesst sodann die zweite Gruppe ab.

Der am Vegetationspunkt sehr breite, fleischige Wurzelstock verjüngt sich nach unten zu bedeutend. Er ist nur sehr kurz, an seiner Sprossspitze treten zahlreiche Blätter und Blütenschäfte in akropetaler Folge aus. In jedem Blatte verlaufen viele Gefässbündel, doch endigen schwächere blind im Blatte. Nur die drei stärkeren treten als Blattspurstränge in den Wurzelstock über und bilden alsdann ausschliesslich den Gefässbündelbau desselben.

Die Zellen des Markes sind von mannigfaltiger Gestalt, oft sind sie in horizontaler Richtung vorwiegend gestreckt, so dass der Querdurchmesser zwei- bis dreimal so gross als der Längendurchmesser ist. Die Kanten der Zellen haben sich stets abgerundet, so dass weite Intercellularräume den ganzen Markkörper durchsetzen. Im jugendlichen Stadium sind die Zellen zartwandig, später aber

tritt eine sehr starke Verdickung der Zellwände ein, die meist bis zur Entstehung grosser, einfacher Tüpfel fortschreitet. In dem zur Zeit der Winterruhe untersuchten Wurzelstock finden sich in den Markzellen, selbst noch in denjenigen, deren Wände verdickt sind, zahlreiche kuglige Stärkekörner abgelagert, die sich in Tetradenform oder aus zwei Halbkugeln zusammengesetzt erweisen. Schon nahe unter dem Vegetationspunkte finden sich im Gewebe des Markes circumscripte Gruppen von Zellen vor, in denen die Stärkekörner resorbirt sind. An diesen Zellen tritt allmählich eine Lignificirung der Wände ein, während die Verdickung höchstens gleich, meist aber schwächer ist als bei den umgebenden, unverholzten Markzellen. Man kann daher diese Gruppen wohl nicht als Nester von Steinzellen bezeichnen, obgleich sie ja im übrigen entschieden an die Steinelemente im Markkörper von Plantago lanceolata und anderen erinnern. Die an das unverholzte Gewebe grenzenden Elemente dieser Nester gehen durch an dieser Grenze einseitig unverholzte Wandverdickung in dasselbe über. Die verholzten Gruppen treten besonders im älteren Marke häufig auf.

Der Ring der Gefässbündel wird an den Austrittsstellen der Blattspurstränge von parenchymatischem Gewebe unterbrochen. Auf dem Querschnitt schieben sich die Vasalteile keilförmig in die Markscheide hinein, die aus verdickten und in der Richtung der Längsaxe des Wurzelstockes mässig gestreckten, amylumführenden Zellen besteht. Die Xylemelemente sind dreierlei Art: unverholzte, faserförmige Zellen, Tracheiden und Gefässe. Die ersteren besitzen wenig verdickte Wände und enthalten bisweilen auch Stärkekörner. Von der Markscheidengrenze bis zum Cambium hin verlängern sie sich vorwiegend in der zur Wachstumsaxe des Wurzelstockes parallelen Richtung mit zugleich abnehmender Breite, wodurch die Differenz zwischen Längen- und Querdurchmesser stetig grösser wird. Die äussersten Faserzellen sind sehr langgestreckte, schmale Gebilde, die sich mit ihren spitzen Enden keilförmig zwischeneinander schieben. Dieselbe Form haben die Tracheiden, deren verholzte Wände schief gestellte, spaltenförmige Hoftüpfel in geringerer oder grösserer Anzahl erkennen lassen. Die an der Grenze des Stranges gegen die Markscheide auftretenden Gefässe sind sehr eng und kurzgliedrig. Die Verdickungsleisten der äussersten Gefässzellen sind spiralig, die der weiter nach innen gelegenen treppenförmig angeordnet, oder aber sie anastomosiren untereinander, wodurch eine netzartige Verdickung zu Stande kommt, die den Übergang zu den Tüpfelgefässen

bildet. An der Grenze gegen das Cambium befinden sich ausschliesslich weite Tüpfelgefässe, deren Glieder länger gestreckt sind. Auffällig ist die Grösse der Tüpfelhöfe, die besonders auf dem Querschnitt hervortritt. Die Abnormität des Vorkommens vereinzelter Stärkekörner in Gefässen und Tracheiden konnte wie bei Plantago media und anderen so auch hier beobachtet werden. Die Anordnung der Elemente des Xylems ist durchweg eine radiale, doch treten auch Störungen derselben ein, zumal da der Längsverlauf bisweilen von der senkrechten Richtung abweicht. Reihen von specifischen Holzelementen, die meist jedoch stellenweise von unverholzten Faserzellen unterbrochen sind, wechseln mit Reihen der letzteren ab.

Das Phloem setzt sich zusammen aus mehr weniger verdickten, doch nicht verholzten Bastfaserzellen, die an der Aussengrenze liegen, zartwandigen Cambiformzellen und Siebröhren. Die langgestreckten, schmalen Cambiformzellen sind mit dichtem Protoplasma erfüllt. Sie bilden die Grundmasse des Weichbastes. In dieser liegen die Siebröhren zu Gruppen vereint, ihre Glieder haben die Länge der Cambiformzellen, ihre Wände sind weich gequollen. Die Bastfaserzellen werden nach aussen zu kürzer und breiter, sie gehen schliesslich in dickwandige Zellen von nahezu isodiametrischer Form über. Die Lagerung der Phloemelemente ist eine unregelmässige.

Das Gewebe des Rindenparenchyms wird von sehr gleichförmigen, kugligen Zellen gebildet. Die Wände derselben zeigen, wenn auch in geringerem Masse, dieselben Verdickungen wie die Markzellen. Am stärksten verdickt sind im älteren Entwicklungsstadium des Wurzelstockes die äussersten, an der Peripherie gelegenen Schichten. Circumscripte Nester von verholzten Zellen finden sich in gleicher Weise wie im Marke so auch hier vor. Stärkekörner sind in den Rindenzellen um so reichlicher abgelagert, je weniger die Wände verdickt sind. Im älteren Rindenparenchymgewebe entstehen oft grössere oder kleinere Lücken, die dann wiederum nach Art der Thyllenbildung von blasenförmigen, zartwandigen Parenchymzellen zum Teil ausgefüllt werden.

Die Oberhautzellen unterscheiden sich in ihrer Ausbildung wiederum kaum von den Rindenparenchymzellen, da die schützende Bekleidung des jungen Sprosskegels durch die umhüllenden Blattscheiden besorgt wird. Durch tangentiale Teilungen in der subepidermalen Rindenzellschicht entwickelt sich später ein Korkmantel, der eine gewisse Mächtigkeit erreicht, dann aber in seinen äussersten Zelllagen abzuschülfern beginnt. Die Phellogenzellen sind regel-

mässig viereckig, radial zusammengedrückt. Die jungen Korkzellen ändern alsbald ihre Form und werden annähernd isodiametrisch. Dabei wölben und verzerren sich ihre gleichmässig verdickten Wände. Die oben von mir schon erwähnte Borkebildung tritt nur in den ältesten Wurzelstöcken ein. Tiefer in der Rinde wird eine zweite Peridermlage, bestehend aus drei bis vier Zellschichten, erzeugt, die aber hier nicht wie bei Plantago alpina und atrata einen fast völlig geschlossenen Ring bildet, sondern nur höchstens den vierten Teil des Stengelumfanges einnimmt. Dadurch wird nur ein Borkesegment herausgeschnitten, weshalb man füglich nicht von einer »Ringelborke« sprechen kann. Eher könnte man das Produkt dieser Borkebildung eine »nicht vollkommene Schuppenborke« nennen, zumal da nicht selten von den inneren Peridermlagen seitliche Fortsätze die Verbindung mit dem Erstlingsperiderm herstellen.

III. Gruppe:

Strauchartige Species:

Plantago Cynops.

Plantago Cynops ist unter den von mir untersuchten Plantagineen der einzige Repräsentant dieser dritten Gruppe. Es ist ein in Mittel-Europa einheimischer Halbstrauch. Seine Blätter werden durchzogen von drei stärkeren und sechs schwächeren Gefässsträngen. Nur die ersteren drei treten in den Stamm über, ihre Spurstränge machen ausschliesslich den Gefässbündelbau desselben aus. Ehe auf den anatomischen Bau des Stammes näher eingegangen wird, soll einiges über die Lagerung der Gefässbündel bemerkt werden. Nach ihrem Übertritt aus den Blättern ordnen sich die Spurstränge alsbald zum Ringe, der in der Zone des Phloems und Cambiums geschlossen ist, während die ersten Spiral- und Ringgefässe in Gruppen liegen, die durch unverholztes Parenchymgewebe getrennt sind. Aber schon von der zweiten Vegetationsperiode an entwickelt sich direkt aus dem Cambium ein ebenfalls völlig geschlossener und gleichförmig gebauter Holzring, so dass hier keine Markstrahlen oder diese ersetzende, parenchymatische Zwischengewebe vorhanden sind. Diesem Umstande entsprechend ist der Holzkörper fest und zäh. Auch ist in diesem Stadium im ganzen Stamme keine Stärkeablagerung zu erkennen, ein reducirender Zucker, der im wässrigen Auszug nachweisbar war, ist im Zellsaft der Rindenzellen gelöst,

wie die mikrochemische Untersuchung ergab. Während der ersten Vegetationsperiode finden sich dagegen in den Zellen des parenchymatischen Grundgewebes zahlreiche Stärkekörner aufgespeichert.

Die eingehende, anatomische Betrachtung des Stammes lehrt, dass zunächst das homogene Mark aus dünnwandigen Parenchymzellen von kuglig-isodiametrischer Form besteht, die mehr weniger grosse Intercellularräume zwischen sich lassen. In jüngeren Trieben führen selbst die innersten Markzellen Chlorophyllkörner, die einzeln oder zu mehreren um den Zellkern gruppirt dem Protoplasma eingebettet sind. Im älteren Holz schrumpft der anfangs umfangreiche Markkörper immer mehr zusammen, seine Zellen verlieren ihre Zellenqualität, sterben ab und vertrocknen. Gegen die Innengrenze des Holzkörpers werden die Zellen des Markes enger, ihre undulirten Wände zeigen sich stark verdickt, doch tritt keine Verholzung ein. Sie bilden die Markscheide, in welche die Spiral- und Ringgefässe der Markkrone vorspringen, so dass oft einzelne Gefässe durch die Zellen der Markscheide völlig isolirt werden. Im übrigen sind diese Vollzellen und führen wie die Markzellen Chlorophyllkörner.

Das ganze, den Ring des Holzkörpers bildende Gewebe ist völlig gleichmässig ausschliesslich aus Gefässen und Tracheiden aufgebaut. Es ist demnach auch nicht möglich, ein die Markstrahlen etwa vertretendes, besonders differenzirtes Interfascicularholz zu erkennen. Die weitlumigen Gefässe stellen hier kurzgliedrige Tüpfelgefässe dar, deren Wände von runden Hoftüpfeln durchsetzt sind. Das Lumen der Gefässe ist auf dem Querschnitt rund oder elliptisch, die Wände sind stark verdickt. In der Gestalt der Tracheiden lassen sich zwei extreme Fälle unterscheiden, nämlich einerseits solche, welche den Gliedern der Gefässe an Länge und Weite durchschnittlich gleich sind, andererseits länger gestreckte, relativ enge, faserähnliche, die mit langzugespitzten Enden zwischeneinander gekeilt sind. Die letzteren nähern sich in jeder Beziehung den Libriformfasern, so dass man besonders diejenigen, deren Wände eine verhältnismässig nur geringe Zahl von behöften Tüpfeln zeigen, mit Recht als tracheidähnliche Libriformfasern bezeichnen könnte. Zwischen diesen beiden Hauptformen kommen Übergangsformen vor. Der Längsverlauf der Elemente des Holzkörpers weicht kaum von der Senkrechten ab. Was im übrigen die Lagerung der Elemente betrifft, so sind die Holzgefässe regellos über den Querschnitt verteilt, nirgends zeigt sich

eine radiale Anordnung derselben. Sie stehen einzeln oder zu wenigen gruppirt in allen Schichten der Jahrringe, in dem innersten Teil derselben jedoch häufiger als im äusseren; ihre Weite nimmt centrifugal allmählich ab. Die Tracheiden bilden die Grundmasse des Holzes. Sie lassen in ihrer Anordnung eine radiale Tendenz erkennen, sofern dieselbe nicht durch Gefässe gestört wird.

Schliesslich ist noch in Bezug auf den Holzkörper zu erwähnen, dass das Holz der ersten Vegetationsperiode sich von dem später gebildeten dadurch abhebt, dass es eine geringere Anzahl von Gefässen enthält, und dass ausserdem diese auch ein kleineres Lumen besitzen.

Die Elemente des ungegliederten Bastkörpers bilden ebenfalls durchweg radial angeordnete, concentrische Zonen. An die Cambiumzellen reihen sich als Grundmasse des Weichbastes mehrere Lagen gleichartiger Cambiformzellen, an Länge, Weite und Form den ersteren ähnlich. Zwischen diesen treten regellos verteilt einzelne oder zu wenigen gruppirte Siebröhren auf. Nach der Peripherie zu gehen aus den Cambiformzellen durch Querteilung Bastparenchymzellen hervor. Sie sind weiter und kürzer als die Cambiformzellen, immerhin aber noch etwas stabförmig gestreckt, zum Teil auch an ihren Enden ein wenig verjüngt. Sie führen besonders in jungen Trieben reichlich Chlorophyllkörner. An der äusseren Grenze des Weichbastes verdicken auch hier diese gestreckten Zellen ihre Wände und ersetzen somit die fehlenden Bastfasern, eine Erscheinung, auf die ich ja bei fast allen von mir analysirten Plantagineen hinweisen konnte. Doch kommt es hier mitunter zu einer nachträglichen Lignifizirung der von einfachen, runden Tüpfeln durchsetzten Wände, so dass man die verdickten und verholzten Zellen geradezu als Bastfasern bezeichnen könnte.

Im Anfang der ersten Vegetationsperiode ist die primäre Rinde von verhältnismässig bedeutender Mächtigkeit. Ihre Zellen sind kuglig - isodiametrisch und enthalten zahlreiche Chlorophyll- und Stärkekörner. Das Rindenparenchymgewebe ist bekleidet mit einer einschichtigen Epidermis, deren Zellen untereinander in lückenlosem Verbande stehen. Sie sind vorwiegend longitudinal gestreckt, ihr Längsdurchmesser ist erheblich grösser als Höhen- und Breitendurchmesser. Ihre Aussenwand ist besonders stark verdickt. Dicht besetzt ist die Epidermis mit conischen, drei- bis vierzelligen Haaren. Die Entwicklung der Haargebilde geht immer von einer Epidermiszelle als Initialzelle aus. Schon vor Beendigung der ersten

Vegetationsperiode tritt eine Verdickung aller Wände in der Epidermis und den vier bis fünf äussersten Rindenschichten ein, zugleich stirbt der Plasmaleib dieser Zellen ab. Darauf beginnen sich die Zellen der fünften oder sechsten Schicht des Rindenparenchyms zu teilen. Bei der jedesmaligen Teilung wird immer die centrifugal auftretende Zelle durch nachträgliche Verkorkung ihrer Wände Peridermzelle, die centripetal auftretende bleibt meristematisch. So entwickelt sich aus den durch die Thätigkeit dieses Phellogens entstandenen Korkzellen und den sekundär veränderten Zellen der Epidermis und der äussersten Rindenschicht ein Oberflächenperiderma. Die primäre Rinde verliert dementsprechend an Mächtigkeit. Die meristematischen und die jüngsten Korkzellen sind viereckig, radial etwas zusammengedrückt. Die Phellogenzellen sind nach innen gegen das Rindenparenchymgewebe dadurch scharf abgegrenzt, dass die Zellen des letzteren ihre Wände beträchtlich verdicken. Die älteren Korkzellen sind annähernd isodiametrisch, ihre Wände sind gleichmässig verdickt und zeigen Wölbungen und Undulation. Ihrer Entstehung zufolge ist die Anordnung der Zellen im Periderm durchweg eine radiale. Die äussersten Schichten von Korkzellen folgen zunächst durch Dehnung dem Dickenwachstum des Stammes, werden schliesslich aber abgesprengt und abgeschülfert, so dass der Korkmantel dünn und glatt bleibt.

IV. Gruppe:

Einjährige Species:

Plantago arenaria, Plantago Psyllium und Plantago nitens.

Diese drei einjährigen, krautigen Plantago-Arten stimmen in ihrer äusseren Gestalt sowohl als auch in ihrem inneren Bau so sehr überein, dass es wohl erlaubt ist, sie zusammen zu behandeln. Von den Nerven ihrer Blätter gehen je drei in den schwachen, krautigen Stengel über und verschmelzen mit dem Bündelcylinder. Die Internodien des Stengels sind gestreckt. Bei der Betrachtung eines Stengelquerschnittes ist es auffällig, dass der Holzring an zwei sich gegenüber liegenden Quadranten mächtiger entwickelt ist, als an den zwischen ihnen liegenden Viertteilen des Ringes. Die

nähere Untersuchung ergiebt, dass dieser Umstand im Zusammenhange steht mit dem Eintritt der Blattspurstränge in den Stengel, indem bei der zweigliedrig alternirenden Stellung der Blätter wechselweise im Verlauf der Internodien diejenigen Viertteile des Holzringes am stärksten sind, zu denen die letzten Blattspurstränge hinzutraten.

Alle Elemente des Stengels, zartwandige wie verholzte, sind vorwiegend in der zur Wachstumsaxe parallelen Richtung gestreckt. Das völlig homogene Grundgewebe des Markes und der primären Rinde ist zusammengesetzt aus Parenchymzellen, deren Längendurchmesser durchschnittlich drei- bis viermal so gross als der Querdurchmesser ist. Diese Differenz der Durchmesser wird in den Rindenzellen nach aussen hin fortschreitend noch grösser, da die Breite der Zellen centrifugal abnimmt, bis endlich in der subepidermalen Rindenschicht und in der Epidermis selbst die Elemente sehr langgestreckt und eng sind. Die Oberhautzellen haben stark verdickte, mit einer Cuticula überzogene Aussenwände. Sie bilden häufig die Fusszellen mehrzelliger Köpfchenhaare. Zur Entwicklung eines Periderms kommt es bei diesen nur eine Vegetationsperiode lebenden Kräutern nicht.

Der Bündelcylinder ist weder durch parenchymatische Scheidegewebe noch durch Markstrahlen gegliedert. Es geht aus dem Cambium direct nach aussen ein geschlossener und aus den specifischen Elementen bestehender Phloemring, nach innen ein eben solcher Xylemring hervor.

Der Holzkörper baut sich auf aus Gefässen, Tracheiden und tracheidähnlichen Libriformfasern. Parenchymatische Elemente sind nicht vorhanden. In die aus mehreren Schichten langgestreckter, enger, plasmareicher Zellen bestehende Markscheide springen als Markkrone langgliedrige, enge Spiral- und Ringgefässe vor. Im übrigen finden sich die Gefässe als Tüpfelgefässe mit behöften Tüpfeln. Die Tracheiden und tracheidähnlichen Libriformfasern sind langgestreckt und eng, zumeist mit spitzen Enden zwischeneinander gekeilt. Doch kommen auch als Übergangsformen zu den Gefässgliedern Tracheiden vor, die mit fast horizontalen Endflächen aufeinander stehen. Die Anordnung der Elemente des Holzkörpers ist durchweg radial.

Cambium und Weichbast sind sehr gleichmässig aufgebaut aus langen, zartwandigen Zellen. Der ganze Bündelcomplex wird aufgenommen von einem Sklerenchymring, der als mechanischer

Schutzapparat dient. Schon Schwendener[1]) erwähnt diesen für Plantago. Bei der Beobachtung der Entstehung und des Verlaufs des Sklerenchymringes fand ich, dass in der Sprossspitze zunächst der Bündelcylinder umgeben wird von einem einfachen Ring von Parenchymzellen, die sich durch ihre Form, geringere Grösse und namentlich dadurch von den Rindenzellen unterscheiden, dass sie reichlich Stärke führen. In späteren Entwicklungsstadien schwindet die Stärke allmählich aus dieser Zellschicht, indem sich gleichzeitig unter ihr der geschlossene Sklerenchymring entwickelt. Derselbe besteht aus zwei bis drei Schichten stark verdickter und verholzter, sehr langer Bastfasern, die sich mit ihren spitzen Enden zwischeneinander schieben. Die anfangs amylumführende Zellschicht grenzt sich auch später gegen die Rindenparenchymzellen dadurch scharf ab, dass ihre Wände fast rechteckig aufeinander stehen und ausserdem durch Lignifizirung chemisch verändert sind. Im unteren Teil des Stengels ist die Sklerenchymscheide wiederum unterbrochen durch Zugänge von dem umgebenden, zartwandigen Parenchym nach dem Gefässcylinder, so dass dieser nunmehr von einem Ringe nahe beieinander liegender Stereome umgeben ist. Beim Übergang von Stengel in Wurzel endlich verschwinden auch diese.

Litorella lacustris.

Litorella lacustris ist eine am Grunde von Gewässern lebende, einjährige Plantaginee. In ihrem Bau repräsentirt sie den Typus submerser Phanerogamen: Das Bündelsystem des Stammes ist zu einem Strange vereinigt, welcher, von einer mächtigen Rinde umgeben, die Mitte des Stammes der Länge nach durchzieht. Die Beziehungen zu den Blattspursträngen sind der Art, dass der axile Strang sympodial aus den einander sehr genäherten und der Länge nach verschmelzenden Blattspursträngen entsteht. Aus jedem Blatt treten ein stärkerer, mittlerer Hauptstrang und zwei schwächere Nebenstränge in den Stamm über. In dem axilen Strang bildet der Gefässteil einen mittleren Ring, der den im Verhältnis zum Holzkörper starken Markcylinder umgiebt, dann aber wieder an seiner ganzen Oberfläche vom Siebteil umringt wird.

Die Parenchymzellen des Gefässteiles sind in die Länge gestreckt, doch ist ihr Längendurchmesser ohne jede Regelmässigkeit an

[1]) Das mechanische Princip, Leipzig 1874, p. 143.

Grösse ungemein wechselnd, so dass sich keine zutreffenden Angaben über das durchschnittlich vorhandene Verhältnis zwischen Längen- und Querdurchmesser machen lassen. Die Wände dieser Zellen sind zart oder wenig verdickt, aber nicht verholzt. Ein runder, oder, der Form der Zelle entsprechend, etwas gestreckter Zellkern liegt im wandständigen Protoplasma eingebettet. Stärkekörner finden sich auch hier in geringer Anzahl vor. An specifischen Holzelementen hat das Xylem Tracheiden und Gefässe aufzuweisen. Dieselben haben an der Markscheidengrenze spiralige, ringförmige oder netzmaschige Wandverdickung, nur am Cambium sind ihre Wände von zahlreichen, spaltenförmigen oder runden, behöften Tüpfeln durchsetzt. Im Holze der jungen Sprossspitze aber kommt die getüpfelte Wandverdickung überhaupt nicht vor. Die Länge und Weite der Tracheiden und Gefässglieder wechselt ebenso sehr, wie die Durchmesser der Parenchymzellen, denn es findet ein continuirlicher Übergang von den Parenchymzellen zu den Gefässgliedern statt, der durch die Tracheiden vermittelt wird. Aus demselben Grunde ist auch der Längsverlauf der Gefässe oft ein mehr weniger geschlängelter, da die Parenchymzellen und Tracheiden, aus denen ihre Glieder hervorgehen, nicht immer senkrecht übereinander stehen.

Ausserhalb des gefässführenden Ringes liegt ein aus wenigen Reihen bestehender Ring von längsgestreckten, plasmareichen Zellen mit spindelförmigem Zellkern und wenigen Stärkekörnern. Zwischen diese sind einzelne Siebröhren eingebettet, deren Glieder den angrenzenden Cambiformzellen ähnlich gestaltet sind. Der Siebteil, mithin der ganze axile Bündelcomplex, wird aussen von einer Endodermis begrenzt, die nur an den Austrittsstellen der endogen sich entwickelnden Wurzeln unterbrochen ist. Die Endodermis besteht aus kurzen, weiten, eckigen Elementen, deren Wände verdickt und gross getüpfelt sind.

Die mächtige primäre Rinde baut sich auf aus kugligen oder ellipsoidischen, amylumerfüllten Parenchymzellen. Diese sind einmal an den gerundeten Kanten durch kleine Intercellularinterstitien getrennt, dann aber finden sich, entsprechend dem typischen Bau submerser Pflanzen, grosse Luftlücken im Parenchymgewebe der Rinde vor, die schizogen und schon mit dem ersten Beginn der Gewebedifferenzirung entstehen. Die Rindenzellen sind im allgemeinen zartwandig, nur die äussersten Zellschichten lassen eine schwache, gleichmässige Verdickung ihrer Wände erkennen.

Die Oberhautzellen unterscheiden sich nur dadurch von den Rindenzellen, dass sie lückenlos verbunden sind und keine Stärke führen. Ihr Höhendurchmesser ist etwas grösser als beide Flächendurchmesser. Ihr Zellenleib stirbt während der ersten Vegetationsperiode ab, worauf es zu einigen tangentialen Teilungen in der unter der Epidermis gelegenen Rindenzellschicht kommt. Hieraus gehen wenige Schichten annähernd isodiametrischer Korkzellen hervor, die als Oberflächenperiderm einen die inneren Gewebe schützenden Mantel bilden.

Schlusswort.

In Kürze seien zum Schlusse die interessanten, abnormen Erscheinungen, auf die ich bei meinen anatomischen Untersuchungen stiess, zusammengestellt:

1. **Bei Plantago major, media und lanceolata treten im Grundgewebe des Stammes sekundär sich entwickelnde Bündelchen auf.**
2. **Die krautartigen, perennirenden Pflanzen Plantago maritima, alpina und atrata zeigen Borkebildung.**
3. **Plantago victorialis lässt in Korkzellen tonnenbandförmige Verdickungsleisten erkennen.**